

Paleoanthropology, a contribution of P.-F. Puech to Encyclopedia Universalis.

In: Encyclopaedia Universalis, 1984-1985, vol. XIII: 905-910 - Paris

Pierre-Francois and Bernard PUECH

Thousands of writers have contributed in the Encyclopædia Universalis since the first edition in 1968. Often from teaching or research, in direct knowledge that they themselves contribute to establish, some famous (almost all French Nobel laureates are present), always recognized for their expertise the authors of the Encyclopædia Universalis are the guarantors of its editorial quality (les auteurs de l'encyclopédie , <http://www.britannica.fr/TESTuniversalis3.html>).



During the last few decades, a series of important fossil discoveries have brought us closer to answering one of the fundamental human questions: where did we come from?

Albert FERT, the Nobel Prize in Physics 2007, sharing information about the fossil Arago 21 from Tautavel (France). The great importance of this hominin consists in the transition to Neanderthal and Homo sapiens fossils, the earliest people whose anatomy resembles our own.

photo © PF/B Puech.

Paleoanthropology (1916 from [paleo-](#) + [anthropo-](#) + [-logy](#)) owes much to the fact that understanding the evolution of man is one of the scientific issues of modern time confident in the progress. The human body has, like all animal species, the "mechanical" power to adapt to the environment but not only. Unlike other species, its evolution has been punctuated by the produced effects of his culture. This is evidenced by recognised steps such as those corresponding to the first tools, and other technological advances like the use of fire or floating embarkations. Environment and culture are defined as being the context, or conditions, of our evolutionary story scientists document and try to interpret for the study of the origins and predecessors of the present human species. Paleoanthropology therefore

requires: a multidisciplinary approach, phylogenetic hypotheses and knowledge of human palaeoecology.

1-A multidisciplinary approach. In addition to the difficult tasks of describing, and interpreting our close fossil relatives assessed by the techniques of physical anthropology, like comparative anatomy, much of paleoanthropology involve research in archaeology to find the fossils, human genetics and genomics, and the earth sciences to understand the geochronologic and paleoenvironmental context of fossils. Collections require adequate series of bones to determine the range of variation in the significant groups. The difficulties in gathering the material are great; an intensive search for such remains is one of the most scientific necessities. The study of human evolution requires dated fossils, petrified bones and footprints, and significant artefacts for the interpretation of mental development of past populations.

fossil hunters at Laetoli (Tanzania) camp © H. ROTH



2-Phylogenetic hypotheses. Neighbour-joining trees are constructed based on data provided by ancient and present-day hominins. Paleoanthropology, for his evolution analysis, provides the necessary framework to detect how our animal nature has become a “hominity”. Understanding man’s past or present’s variations and theory have to go hand in hand to perfect our knowledge of human phylogenetic hypotheses that are falsifiable by recourse to the evidence. Many paleoanthropologists have made their name through finding fossils purported to lead to the development of new models, such as Otto Zdansky, who discovered “Peking Man”, after the first specimens of Pithecanthropus (ape-man) having been located by Eugène Dubois in 1891, in Java (Indonesia).

Pierre-Francois PUECH of the University of Marseille examines some of the collection skulls gathered by Henry de Lumley
© P.-F. PUECH



3-Palaeoecology. Can the history of the fossils be appraised? What were the climatic conditions? How the climate processes combine with regional conditions did influenced foraging patterns and food resources? Human paleoecology implies integration of all knowledge about the detailed history of the Earth, animals, the distribution of vegetation, climate over the past million years. Reconstructions of the environment must take into account all the changes that had to suffer the bodies during the fossilization. Fossil samples that yielded early hominins appear altered to different degrees by taphonomic processes.

A jaw of *Australopithecus* –A.L. 200-1– maintained by exceptional conditions ©Don Johanson

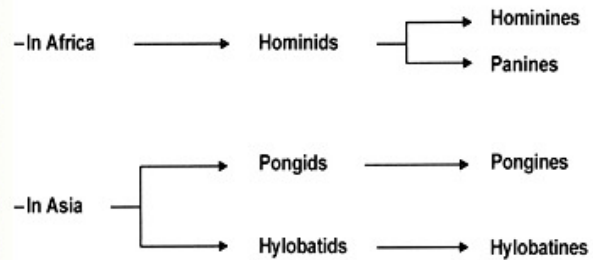


Paleoanthropology can not be separated from its roots in the human Palaeontology, the scientific study of human fossils. Its formal establishment comes from living on the border of Physical Anthropology with the difficulties encountered in establishing the phylogeny of the species coming from what the limits of morphological variation of each species can not be clearly defined at present. Furthermore the descriptive skeletal analysis determining age, sex, race, and stature promotes interdisciplinary communications with forensic anthropologists.

4- A reflection on our origins. Famous figures -as Lamarck or Darwin- have suggested a common ancestor to closely related species, as are the African great apes and humans. The Hominoid (apes and humans), forming a *super Family* bearing humanlike anatomical characteristics -e.g. having no tail, a relatively high and short skull and the 32 teeth of all the Old World simians with the lower first molar equipped with five cusps whose arrangement is shared with humans. The hominoid lineage became manifest in 1856 with the species *Dryopithecus* from tertiary territories. But, to-day, it is still difficult to ascertain if this great ape (~ 15 – 8 Ma old) belongs to pongids or to hominids.



Hominoids



Hominids= relatives of chimps/humans/gorillas (Africa). Pongids= relatives of orangs (Asia). A geographic separation.

The five-cusp and fissure pattern of the first lower molar teeth of *Dryopithecus*, known as the Y-5 arrangement, is typical of hominoids in general © P.-F. PUECH.

The simians have welded the mandible symphysis and mandible occlusion turned to be locked by the engagement of the canines. The projection of the upper canine (lacerative) requires a space (diastema) to fit in the opposite tooth row. Occlusion of upper canine with first lower premolar (C / P) serves as a sharpener. We retain three functional domains to the C/P complex: mesioocclusal wear with the lower canine, tip wear, and distolingual wear facet with a third premolar (Puech P.-F. et al.1989 Maxillary canine microwear in *Dryopithecus* from Spain. Am. J. Phys. Anthropol.80:305-312). The oldest recovery of an “Ape” type locomotion has been found by S. Moyà Solà, not in Africa but in Catalonia in a 9.5 Myears old *Dryopithecus*.

In *Dryopithecus* the canine tip are blunt by puncture-crushing , with dentine more worn than enamel in the typical appearance of wear resulting from abrasion, as in gorilla, orang-utan, chimpanzee canines and in early hominids from Laetoli and Hadar (Puech and Albertini, 1984 Dental microwear and mechanisms in early hominid s from Laetoli and Hadar. Am. J. Phys. Anthropol. 65:87-91). Wolpff M.H. reported in PaleoAnthropology (2006: 36-50) that to varying extents, a number of Miocene ape canines evince a canine tip with a similar pattern. The C/P complex of our closest ancestors tells a series of events of human origins: changes in canine crown shape and reduction of the longest dimension within the hominine clade have eliminated the honing upper canine / lower premolar P3 occlusal specialization of apes. Decrease of the maxillary canine projection has given more occlusal leeway and transformed the dental occlusion function of hominines. Premolars P3 tend to become more molarised providing evidence for the changing biological role of this tooth. The result is that mandibular premolar heteromorphy (P3 compared to P4) is minimal in later hominines, including *Homo sapiens*.



Gigantopithecus (mandible 1) in occlusal (image reversed) and lateral views, showing the teeth between the first molar and the lateral incisor. The canine wear is similar to that of other Miocene hominoids. Note that the top of the mandibular canine is worn flat, and the distal edge is transversely worn. This wear results from edge-to-edge occlusion and puncture crushing © Milford H. Wolpoff.

The morphological evidence used to define humans are reinforced after the divergence from the apes that was carried out 8-7 million years ago. Australopithecines, which have an antiquity of ~ 5 Ma, were bipeds and that is the reason why *Homo* and *Australopithecus* are grouped as “hominines”. But the African apes’ knuckle-walk may have evolved from some kind of bipedal locomotion shared by the hominines ancestors (Verhaegen M. and Puech P.-F. 2000 Hominid lifestyle and diet reconsidered and comparative data. *Hum.Evol.* 15: 151-162).



Australopithecus afarensis reconstruit à partir des ossements. Cet australopithèque observe un intrus alors qu'il prend un bain. Sa vie aquatique a été déduite de l'observation de mammifères qui aiment patauger à la recherche de plantes aquatiques et grâce à la comparaison des aspects microscopiques de l'usure des dents. Photo de Viktor Deak et Pierre François Puech , autorisation Viktor Deak et Ian Tattersall (Last Human 2007 p.70) et Pierre Francois Puech.

ENCYCLOPÆDIA UNIVERSALIS

Vol XIII, pp:905-910

PALÉOANTHROPOLOGIE

- 1 *Approche pluridisciplinaire et problèmes chronologiques*
- 2 *Hypothèses phylogéniques*
- 3 *Paléoécologie humaine*

Au cours de la dernière décennie, les plus grandes découvertes de la paléoanthropologie concernent l'histoire de nos origines en tant qu'espèce fossile. Cette histoire débute par la séparation d'avec nos plus proches parents, les Singes anthropoïdes.

Les progrès récents dans ce domaine sont le résultat de grandes expéditions

internationales qui ont eu lieu récemment en Afrique orientale et en Asie. Ils sont dus aussi à l'impulsion donnée aux recherches par des scientifiques qui ont introduit et développé le caractère multidisciplinaire des méthodes d'investigation. La paléanthropologie moderne inclut, avec les études anatomiques des squelettes fossiles (la systématique), celles des animaux qui leur sont associés (la paléontologie), des couches sédimentaires qui les contiennent (la géologie), ainsi que toutes les informations permettant de reconstituer le milieu et l'environnement dans lequel vivaient ces Hominidés (la paléocologie).

Il est impossible de dire précisément quand apparaît l'Homme. Pour comprendre son origine, il faut identifier la succession de changements qui ont conduit son ancêtre, situé au sein des Primates, à s'individualiser et à acquérir les caractères humains.

La paléanthropologie reconnaît qu'un animal appartient à la lignée humaine par l'étude de sa morphologie et de sa production culturelle. Après avoir collecté et recoupé les informations fournies par les sciences physiques, biologiques et sociales, le paléanthropologue retrace alors l'aventure humaine.

RAYMONDE BONNEFILLE,
PIERRE-FRANÇOIS PUECH
et MAURICE TAÏEB

1 Approche pluridisciplinaire et problèmes chronologiques

Parmi les conditions à réunir pour qu'un animal soit fossilisé, il faut, bien entendu, que les os soient enterrés. Pour cette raison, on ne découvrira les fossiles que dans les roches sédimentaires, reconnues par le géologue, lesquelles viennent couvrir en lits successifs la surface de la Terre.

La découverte d'un site à Hominidés associe l'analyse du contexte sédimentaire et celle de l'environnement et de la culture. Ainsi, en 1921, le paléontologue autrichien Otto Zdansky découvrit l'Homme de Pékin sur les indications du géologue suédois J. Gunnar Andersson qui avait prospecté la carrière de Zhoukoudian. Puis une équipe, dont fit partie Teilhard de Chardin, s'établit à Pékin afin de préciser les affinités phylogéniques, les aspects de l'adaptation et les informations concernant le climat, la faune et la flore.

Divers spécialistes participent aux recherches : le paléontologue par exemple donne une liste quantitative, par niveau, des espèces découvertes, alors que l'archéologue indique la quantité retrouvée de différents os d'un même animal et la façon dont les restes sont distribués et nous sont parvenus (taphonomie), puis, le cas échéant, comment l'homme a utilisé l'animal.

La signification paléontologique de l'homme s'étudie donc à travers la chronologie, la morphologie, la classification, l'environnement et les traditions culturelles.

Les méthodes de datation

En paléanthropologie une découverte ne prend de sens que lorsqu'elle est datée. Il devient alors possible de remonter l'échelle du temps et de placer correctement les fossiles mis au jour. La façon la plus ancienne

de dater un objet est de rechercher comment les couches déposées se sont superposées (stratigraphie). L'objet le plus récent recouvre le plus ancien, à moins d'un dérangement. Par exemple, le vent accumule des poussières qui peuvent être nettoyées par de fortes pluies.

Une autre méthode de datation relative consiste à utiliser l'évolution des espèces lorsqu'elle est déjà connue. Les couches s'accumulent tandis que la faune et la flore changent progressivement.

Il existe d'autres accumulations qui permettent de dater un site. Un os ou une dent se fossilise par imprégnation cumulative d'éléments chimiques, le fluor par exemple. Mais cet enrichissement dépend de l'histoire géochimique du site ; nous ne pourrions donc dater, relativement, par cette méthode, qu'à l'intérieur d'un même site. De cette façon, le professeur Kenneth Oakley du British Museum a révélé la plus grande supercherie du début du siècle. Il a montré que la mâchoire et le crâne de Piltdown (Grande-Bretagne) ne pouvaient appartenir au même individu, la mâchoire contenant moins de fluor étant plus récente que le crâne. Il a fallu reconsidérer les ossements de Piltdown, mis au jour en 1912 et supposés appartenir à un Homme préhistorique, dont l'importance morphologique avait paru d'autant plus grande que la mandibule était celle d'un Orang-Outan.

Une autre méthode ingénieuse, mais régionale, consiste à dater en relevant la succession des anneaux qui forment le tronc des arbres ou dendrochronologie. La couleur et l'importance des anneaux varient en fonction des bonnes et mauvaises années, il est donc possible en passant d'un arbre à l'autre de dater un gisement.

Pour disposer d'une horloge que l'on puisse mettre à l'heure suivant le site, il est nécessaire de recourir à des méthodes de datation directe. Celles-ci sont délicates ; ainsi l'analyse de la structure des acides aminés change, après la mort d'un animal mais sous l'influence de facteurs bien difficiles à saisir, par exemple la température.

Les objets qui ont subi la cuisson présentent une thermoluminescence particulière en fonction de leur âge, ce qui permet parfois, grâce aux anciens foyers, de combler le vide qui existe entre la limite supérieure de la méthode dite du carbone 14 et la limite inférieure du potassium-argon.

Le carbone 14 (^{14}C) est un isotope radioactif du carbone 12 qui prend naissance dans l'atmosphère, est absorbé en premier lieu par les plantes puis par les animaux. Lorsque l'animal meurt, ^{14}C se transforme progressivement en ^{14}N ; cette méthode est fiable entre 1 000 et 50 000 ans.

La durée de l'élément atomique potassium 40 (^{40}K) met 1,3 billion d'années pour transformer la moitié de sa quantité en argon 40 (^{40}Ar). Le potassium-argon K/Ar est présent dans les roches volcaniques précises les âges antérieurs à 1 million d'années.

L'élément uranium 238 a une durée de vie encore plus élevée, ce qui permet de dater la formation de la Terre.

Pour confirmer toutes ces méthodes, la datation par résonance électronique de Spin (E.S.R.) des atomes d'uranium et de potassium est fiable entre quelques milliers et quelques millions d'années.

L'âge du « premier Homme »

Après la station érigée et l'utilisation des outils, le dernier seuil de l'humanisation est franchi par *Homo habilis* grâce au développement extraordinaire de la capacité de la boîte crânienne. Il est donc très important de dater le plus ancien *Homo habilis* que nous possédions actuellement, KNMER 1470, pour établir la relation phylogénique entre les genres *Homo* et *Australopithecus*.

La controverse qui s'est établie au sujet de son âge montre que la datation est une opération délicate et complexe qui ne peut être qu'une démarche multidisciplinaire.

Le premier Homme, KNMER 1470, mis au jour au lac Turkana (Kenya), a d'abord été daté par la méthode potassium-argon comme vieux de 2,6 M.A. Puis l'étude comparative des dents des Éléphants et des Cochons du lac Turkana et de ceux du site très proche de l'Omo (Éthiopie) a permis d'avancer l'hypothèse de 1,75 M.A.

On cherche alors à recouper ces dates en se servant de la succession des inversions du pôle magnétique qu'enregistrent les sédiments. Cette méthode du *paléomagnétisme* n'a pas permis, dans ce cas précis, de lever l'incertitude. Elle ne peut choisir en effet entre une transition qui se situe à 2,48 M.A. et l'inversion comprise entre 1,87 à 1,67 M.A. Une autre mesure du K/Ar sur d'autres roches trouve alors 1,82 et 1,6 M.A.

On contrôle les résultats précédents au moyen d'un comptage des traces de fission de l'uranium 238 sur des cristaux de zircon ; cette analyse infirme les dates les plus récentes. Une comparaison de la composition chimique des verres et feldspaths volcaniques avec celle de l'Omo vient ensuite confirmer la date de 1,8 M.A.

Il restait alors à résoudre l'ancienneté du premier âge proposé ; la réponse est venue d'une amélioration méthodologique qui donne définitivement un âge de $1,87 \pm 0,04$ M.A.

2 Hypothèses phylogéniques

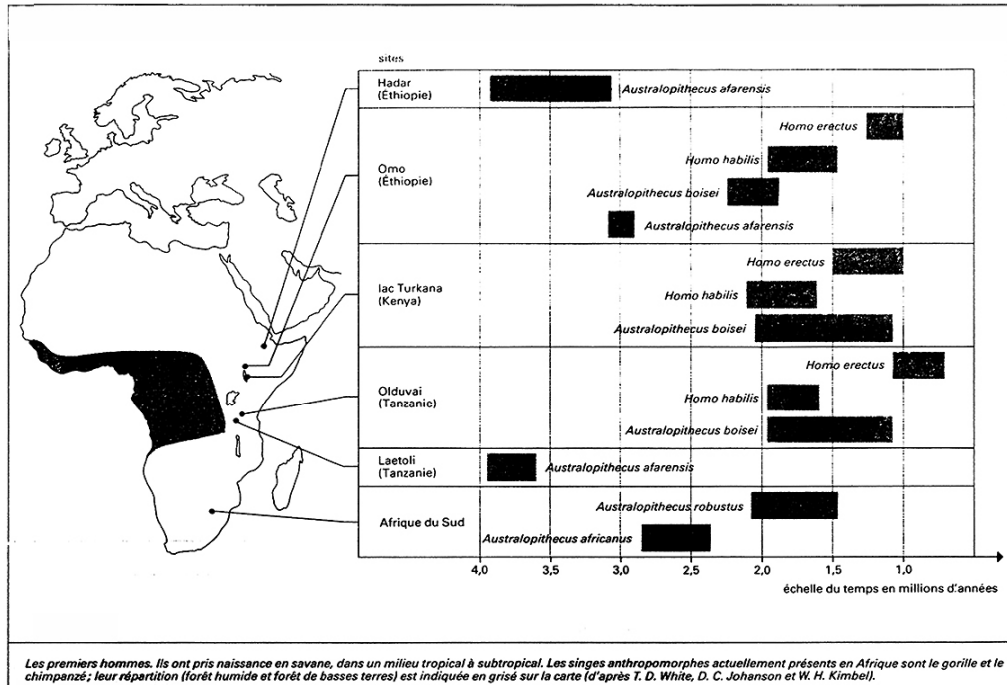
« Toute chose est nécessairement dans l'espace, à côté d'une autre qui la prolonge, et dans le temps, à côté d'une autre qui l'introduit », dit Teilhard de Chardin. Il faut donc établir une classification géographique et chronologique des premiers Hommes pour ensuite rechercher la phylogénie à partir des caractères évolutifs.

Les affinités parmi les Hominidés : caractères primitifs et variations morphologiques

L'Homme, le Chimpanzé, le Gorille et le Gibbon partagent de nombreux caractères qui, pour cette raison, sont considérés comme primitifs. Par exemple le Gibbon, le Chimpanzé et le Gorille ont tous trois une mince couche d'émail dentaire. L'émail épais de l'Homme, de l'Orang-Outan et de certains Singes fossiles du groupe *Sivapithecus-Ramapithecus* doit être alors un caractère formé par évolution convergente, en réponse à une même sollicitation (aliments coriaces et abrasifs, comme le prouve l'étude de l'usure dentaire, P.F. Puech, 1982).

Pierre Lecomte du Noüy a émis l'idée qu'une espèce buissonne en une série d'espèces filles au moment où elle va être remplacée. Si c'est toujours le même type de milieu qui est favorable à l'évolution, alors la sélection joue en donnant une succession des espèces qui évoluent dans un même sens.

C'est ce qui semble s'être produit à propos du volume de la boîte crânienne de la lignée humaine. *Australopithecus* a une petite capacité, de l'ordre de 400 à 500 cm³, puis *Homo habilis* a une capacité moyenne de 680 cm³, alors que celle d'*Homo erectus* va croître de 800 à 1 250 cm³. La succession *Australopithecus-Homo habilis-Homo erectus-Homo sapiens* traduit donc une tendance évolutive. Les difficultés pour établir la phylogénie des espèces viennent de ce que les limites de la variation morphologique de chaque espèce ne peuvent être clairement définies à l'heure actuelle.



Les principaux stades de l'évolution humaine

Notre préhistoire semble être composée d'étapes progressives et irréversibles. De là l'idée d'évolution, qui traditionnellement s'effectue par petits changements accumulés (c'est le gradualisme), mais peut également se faire par étapes (équilibre ponctué).

C'est en Afrique que les archéologues ont mis au jour l'espèce ayant précédé l'Homme : *Australopithecus* (fig. 1). *Australopithecus* partage avec l'Homme de nombreux caractères et a été trouvé associé aux premiers outils. Trois espèces sont décrites : *Australopithecus afarensis*, *Australopithecus africanus* et *Australopithecus robustus*.

Australopithecus afarensis possède les caractères les plus archaïques. Mis au jour pour la première fois à Laetoli (Tanzanie), où il a laissé une série d'empreintes de pied datant de 3,6 M.A., il a été reconnu dans l'Afar à Hadar (Éthiopie) et a pris alors son nom. Étant donné le rythme de l'évolution, nous pouvons situer vers 8 M.A. les premiers stades de la diversification des hominidés. Cependant nous ne possédons que les dents et les mâchoires des candidats annonçant l'*Australopithecus*, ce qui n'est pas suffisant pour déterminer son ancêtre.

Entre 3 et 2 M.A., dans la vallée de l'Omo (Éthiopie) et à Makapansgat, Sterkfontein et Taung (Afrique du Sud), se développe une nouvelle espèce *Australopithecus africanus*, dont le caractère principal semble être une non-spécialisation alimentaire.

La forme la plus tardive, *Australopithecus robustus*, se trouve dans les gisements d'Afrique orientale et du Sud, très souvent associée à *A. africanus* et aux premiers Hommes : *Homo habilis* et *Homo erectus*. *A. robustus* développe avec le temps une spécialisation

végétarienne qui donnera un *Australopithecus* hyperrobuste (*A. boisei*) avant que la lignée ne s'éteigne il y a 1 M.A. environ.

Pour T. D. White, D. C. Johanson et W. H. Kimbel (fig. 2), *A. africanus* possède des traits que l'on retrouve chez *A. robustus* et chez le Singe actuel mais pas chez l'Homme. Pour cette raison, *A. afarensis* est le meilleur candidat pour être parmi les *Australopithecus* l'ancêtre de l'Homme. Pour P. V. Tobias, les fossiles d'Hadar et de Laetoli (*A. afarensis*) représentent deux sous-espèces de *A. africanus*.

Il y a environ 2 M.A. apparaît l'Homme sous sa forme *Homo habilis* au lac Turkana (Kenya), dans la gorge d'Olduvai (Tanzanie), dans la vallée de l'Omo (Éthiopie) et dans la zone de Sangiran (Java). Cependant l'espèce reconnue en 1964 par L. Leakey, P. V. Tobias et J. R. Napier reste discutée (car mal définie).

Avec les premiers Hommes naît une notion nouvelle formée de la flexibilité adaptative, c'est-à-dire la possibilité de s'intégrer au groupe, et de l'homogénéisation par la culture — dans la mesure où l'apport culturel pèse plus que le milieu naturel. Si l'existence d'*Australopithecus* n'est pas évidente en dehors de l'Afrique, il va en être tout autrement de l'Homme, et il semble bien que le lien culturel va être essentiel pour la réussite de l'espèce.

Très tôt, les outils attestent la présence de l'Homme en Europe, puisque à Chilhac (France) on a trouvé quelques outils taillés en quartz associés à une faune dont l'âge de 1,8 M.A. reste controversé. Aidé par l'acquisition de l'usage du feu, dont l'ancienneté serait attestée à Chesowanja (Kenya) à 1,4 M.A., *Homo erectus* fait donc la conquête du Vieux Continent. Nous pouvons alors suivre l'évolution des structures sociales par les différentes organisations de l'espace habité.

Homo erectus est particulièrement bien adapté à son environnement si nous en jugeons d'après la durée de l'espèce. En effet, ER 3733 (Kenya), un des premiers *Homo erectus*, âgé de 1,5 M.A., ressemble beaucoup à l'Homme de Pékin qui ne dépasse pas 0,5 M.A.

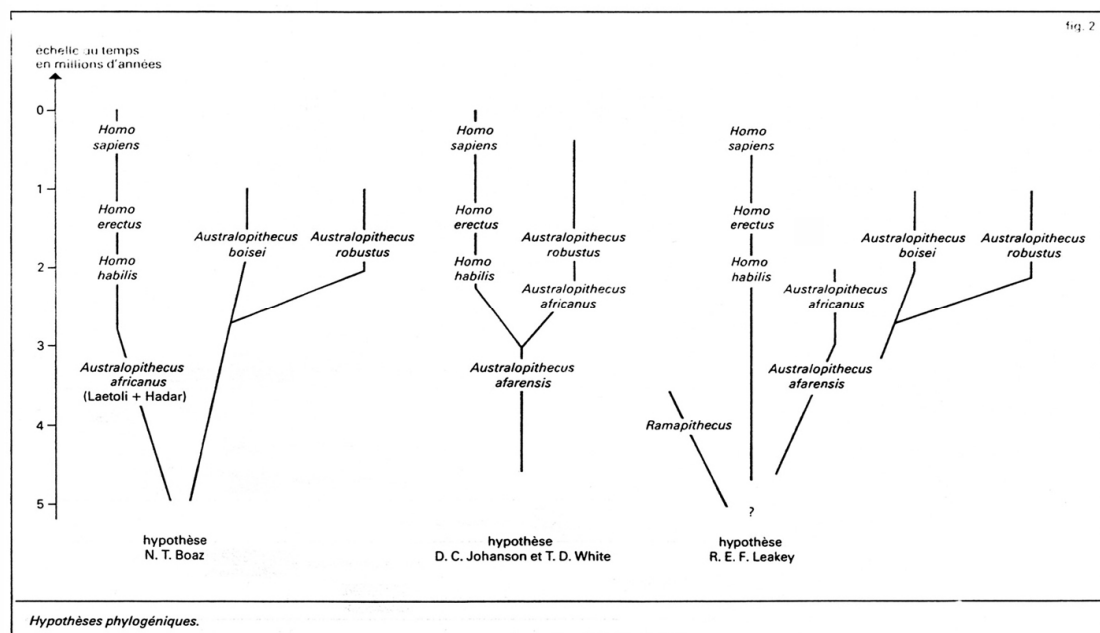
Le véritable problème à propos de *Homo erectus* est l'identification de sa descendance. Celle-ci commence aux environs de 450 000 ans, âge de *Homo erectus tautavelensis* (France). Anténeandertalien dont quelques traits annoncent *Homo sapiens neandertalensis*, qui pourtant apparaît il y a seulement 100 000 ans.

Jusqu'à présent les anthropologues n'ont pu se mettre d'accord pour donner avec précision les limites anatomiques et chronologiques qui marquent l'arrivée de l'Homme de Neandertal. Pour cette raison, Henry et Marie-Antoinette de Lumley ont créé le stade Anténeandertalien. L'Anténeandertalien donne une lignée qui, à partir d'*Homo erectus*, avec un rythme d'évolution modéré, aboutit à l'Homme de Neandertal. Ce dernier disparaît ensuite avec l'arrivée de l'Homme actuel il y a 35 000 ans : *Homo sapiens sapiens*.

Les populations acquièrent alors les caractères raciaux propres à l'Europe, l'Asie, l'Afrique, l'Australie puis à l'Amérique. Cependant, pour le moment nous ne connaissons pas exactement les connexions entre ces populations et *Homo erectus*.

Un exemple *Australopithecus afarensis* dans son environnement

Le site pliocène de Hadar se trouve dans un bassin sédimentaire au centre de la dépression de l'Afar, le long du fleuve Awash, au



nord-est de l'Éthiopie. Découvert en 1969 par Maurice Taïeb (C.N.R.S., France), le site a livré l'espèce à l'origine de l'Homme : *Australopithecus afarensis*.

Les restes d'Hominidés apparaissent dans une zone marécageuse, en bordure d'un lac peu profond, où vivent une grande variété de Mammifères. Après des éruptions volcaniques, le climat devient plus humide avec un paysage où se développent des deltas lacustres qui vont combler la cuvette.

Les Hominidés trouvent là une grande diversité d'aliments et campent sur les bords sableux des cours d'eau. Dans ces terrains seront découverts les outils les plus vieux que l'on connaisse, datés de 2,7 M.A.

Plusieurs Hominidés présentent des éclats (marques de prédateurs : crocs, rayures) et des indentations laissées par les dents des carnivores. Leur examen nous a montré que les os des Hominidés avaient été rognés alors qu'ils étaient encore frais. Bien sûr, il est impossible de dire si les carnivores ont récupéré les morts abandonnés par le groupe des Australopithecus ou s'il s'agit de leurs anciennes proies. Cependant, l'exemplaire d'Hominidé exceptionnellement complet pré-nommé « Lucie » porte au niveau de la symphyse pubienne de nombreuses fractures, sans qu'il soit possible de dire si elle est morte de maladie ou de noyade. Le spécimen, trouvé dans un ancien chenal à faible courant, a flotté entre deux eaux peu de temps avant d'être recouvert par les limons. Avant sa découverte, le plus vieux squelette hominien mis au jour n'avait que soixante-quinze mille ans.

La localité la plus surprenante est sans nul doute AL 333 où dix-huit sujets, trouvés dans des dépôts fluviaux accumulés au cours d'une soudaine émergence du lac, ne sont accompagnés que de très peu de restes d'animaux. Ce qui est contraire au procédé normal de fossilisation. Comme aucun Australopithecus du site AL 333 ne porte de traces laissées par les carnivores, nous en concluons que leur mort est due à une catastrophe.

Les études paléanthropologiques sont abordées actuellement par des équipes internationales pluridisciplinaires et n'ont de valeur que replacées dans leur contexte naturel. La connaissance de ce dernier s'affine, grâce aux méthodes les plus modernes, de la physique par exemple avec les accélérateurs neutroniques, les spectromètres de masse, la fluorescence X, et les mesures magnétiques. En biologie, la recherche sur les acides aminés et leur transformation dans le milieu naturel ainsi que les progrès en génétique permettront peut-être un jour de reconstituer suivant un modèle mathématique les différents scénarios de l'évolution humaine.

MAURICE TAÏEB et
PIERRE-FRANÇOIS PUECH

3 Paléoécologie humaine

La paléoécologie est l'écologie du passé. C'est une discipline scientifique étroitement liée aux sciences géologiques et biologiques. Elle a pour objet l'étude et la compréhension des relations entre les organismes fossiles et l'environnement dans lequel ils vivaient. La paléoécologie humaine a donc pour objet la reconstitution des écosystèmes anciens dans lesquels ont vécu les Hominidés. La définition des interactions entre ces Hominidés et leur environnement, au cours des différentes étapes de l'évolution humaine, ne fait qu'être amorcée dans les recherches actuelles. Envisager ces relations implique que les reconstitutions d'environnement aient pu être établies par des méthodes indépendantes. La paléoécologie humaine suppose une intégration de toutes les connaissances concernant l'histoire détaillée de la Terre, des animaux, de la répartition des végétaux, du climat au cours des derniers millions d'années. C'est là une vaste entreprise de synthèse qui ne fait que commencer et pour laquelle la paléanthropologie moderne joue un rôle fédérateur et moteur incontestable, en posant des problèmes fondamentaux.

Les méthodes

Les écosystèmes passés ne peuvent pas être observés directement. Ils doivent être déduits de l'étude des fossiles et des sédiments qui les contiennent. La paléoécologie est donc limitée à l'étude des organismes dont les fossiles ont été conservés. Elle est alors descriptive. Tout récemment, on a tenté d'utiliser des modèles mathématiques et de les appliquer à la paléoécologie humaine qui pourrait, à l'avenir, être déductive et expérimentale. Les reconstitutions de l'environnement doivent tenir compte de toutes les transformations qu'ont dû subir les organismes au cours de la fossilisation. Les processus de transport, de redépôt ont parfois mélangé les organismes de plusieurs écosystèmes dans le même paléocécosystème. Toutes ces distorsions doivent être détectées ; tel est l'objet des études taphonomiques.

Au Quaternaire, pour les derniers 20 000 ans, les reconstitutions de l'environnement végétal sont principalement fournies par l'étude des pollens fossiles, préservés dans les tourbières et les lacs, celles des macrorestes végétaux, graines, fruits, bois, préservés dans les sites préhistoriques. Pour les époques plus anciennes et les régions tropicales, il est exceptionnel que les pollens fossiles soient conservés, les recherches, dans ce domaine, sont peu avancées. L'environnement est souvent reconstitué d'après l'étude des faunes fossiles, certes abondantes, mais dont de nombreuses espèces ont aujourd'hui disparu.

L'origine des Hominidés et leur environnement

Elle a donné lieu à de nombreuses spéculations, traduites abondamment dans les ouvrages de vulgarisation. En particulier, l'émergence des Hominidés dans les savanes a été mise en opposition avec l'habitat des Hominidés et des Singes *Pongidae* dans les forêts denses tertiaires. Il est, certes, bien établi, d'après les données scientifiques récentes résultant surtout de l'étude des océans,

que des changements importants se sont produits au Tertiaire, vers 30-40 M.A. Les conditions uniformément chaudes et humides ont été remplacées par la mise en place d'un gradient de température plus accentué entre l'équateur et le pôle. Ces changements ont été accompagnés, vers 14 M.A., de modifications paléogéographiques importantes, comme la surrection de chaînes de montagnes, tel l'Himalaya, la formation de fossés d'effondrements, tel le Rift africain, avec de nombreux lacs et une grande activité volcanique. Toutes ces variations ont eu pour résultat la création d'une très grande variété d'habitats et de niches écologiques. De nouvelles espèces apparaissent dans les flores et les faunes, d'autres effectuent des migrations. Ces phénomènes vont s'accroître à partir de 2 M.A., au moment du développement des grandes calottes glaciaires et des changements climatiques importants qui en résultent dans les régions tempérées. Les relations de ces phénomènes avec les différentes lignes d'Hominidés et les conséquences sur les mécanismes mêmes de cette évolution humaine sont à peine abordées. Elles alimenteront certainement les débats scientifiques des prochaines années.

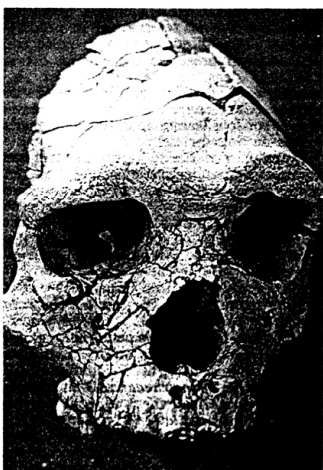
Les Ramapithèques

Les Ramapithèques ou Sivapithèques sont connus en Eurasie (Inde, Pakistan, Turquie, Chine, Espagne, Hongrie et Grèce) et en Afrique (Kenya). Au Pakistan, ils auraient fréquenté des milieux semi-ouverts, de type forêt claire, dans lesquels ils auraient occupé des niches arboricoles et terrestres. Au Pakistan, on ne les trouve plus à une époque plus récente, quand les forêts claires sont remplacées par des savanes. Les Ramapithèques du Miocène terminal du Kenya ont été découverts dans des dépôts sédimentaires qui traduisent un climat saisonnier. Ils vivaient dans le même type de végétation mosaïque de forêt claire-savane que ceux du Pakistan et aussi ceux de Grèce, indiquant le même contexte géo-écologique sur les trois continents Afrique, Asie, Europe.

Les Australopithèques

Les Australopithèques sont connus exclusivement en Afrique de l'Est et en Afrique du Sud, vers 3 à 4 M.A. Ils sont classiquement

Homo erectus tautavensis. Les races sont nées de la séparation géographique d'*Homo erectus* et de l'adaptation aux conditions locales des différentes formes (Australopithecus, Sinanthropus, Pithécantropus et Antéanandertalien) en Afrique, en Asie et en Europe (P.F. Pouch).



décrits sous deux formes, une forme gracile, qui inclut *Australopithecus africanus* et *A. afarensis* d'Éthiopie, et une forme robuste qui comprendrait plusieurs espèces. Les Australopithèques graciles ont existé dans une grande variété d'habitats, non seulement dans les savanes boisées des bordures des grands lacs du Rift, depuis le lac Turkana, le delta de la rivière Omo, jusqu'à l'ancien lac du désert de l'Afar en Éthiopie. L'australopithèque *afarensis* est connu dans des savanes herbeuses des hauts plateaux, à Laetoli, en Tanzanie.

Les Australopithèques robustes apparaissent dans l'Omo et à l'Est-Turkana vers 2 à 1,8 M.A., après la mise en évidence de conditions arides contemporaines de la grande avancée glaciaire nordique. Ceux des sites de Peninj et Chesowanja au Kenya auraient vécu dans des steppes subdésertiques autour de lacs alcalins à basse altitude. Ceux d'Afrique du Sud ont occupé les hauts plateaux, le *highveld*, prairie ouverte et peu boisée, trouvant refuge durant les nuits froides, au printemps et en automne, dans des grottes où ils furent la proie des grands carnivores.

S'il est maintenant bien établi, d'après l'analyse des surfaces dentaires, que l'Australopithèque robuste est essentiellement végétarien, son habitat préférentiel dans les endroits plus humides ou plus boisés n'est pas vraiment vérifié par des documents sûrs.

Hominidés appartenant au genre *Homo* et leur habitat

— *Homo habilis* : le premier homme véritable fabricant d'outils, associé à l'industrie lithique des galets aménagés, serait apparu en Afrique il y a 2 M.A. A Olduvai, ses restes fossilisés ont été trouvés dans les zones marécageuses de la bordure d'un lac, au débouché des rivières d'eau douce. Des études palynologiques ont mis en évidence des variations du paysage végétal depuis les savanes boisées jusqu'aux steppes subdésertiques. *Homo habilis*, qui partageait cet habitat avec l'Australopithèque robuste, semble s'être adapté à ces différentes variétés d'environnement. De quelle manière les deux « formes » d'Homme cohabitaient spatialement, collectaient leur nourriture, occupaient les lieux, en camp de base temporaire ou permanent, sont des questions non résolues. Des modèles socio-économiques basés sur les études anthropologiques de populations actuelles de Bushmen ou d'aborigènes peuvent apporter des indications.

— *Homo erectus* : apparu dès 1,5-1,6 M.A., et découvert pour la première fois à Java puis en Chine, il est maintenant bien connu dans les sites d'Afrique orientale où il succède à *H. habilis*, ainsi que dans divers sites d'Europe. On lui attribue l'industrie des bifaces. À Olduvai, ses traces se retrouvent dans les dépôts des rivières et des plaines inondables, le lac ayant disparu. La faune et la sédimentologie suggèrent un climat plus aride. Les informations récentes basées sur les pollens indiquent au contraire un milieu forestier. À l'Est-Turkana, contemporain de l'Australopithèque robuste, il est aussi associé à un environnement fluvial dans une steppe boisée qui succède aux savanes à graminées de l'épisode aride précédent. L'environnement des *H. erectus* du Maroc demeure mal établi. En Éthiopie, il est connu dans les sites des hauts plateaux vers 2 000 m d'altitude, proches des forêts de montagne. Peut-être en raison de la maîtrise du feu qu'il avait acquise et de la présence de camp permanent, *H. erectus* a pu coloniser, de l'Afrique à l'Asie et à l'Europe, une variété d'habitats, y compris ceux correspondant à des conditions climatiques plus froides des pays tempérés.

— *Homo sapiens* : la plupart des anthropolo-



Empreintes d'hominidés dans des couches volcaniques datées de 3,6 millions d'années. Ces pistes découvertes par le Dr Mary Leakey en 1976 à Laetoli (Tanzanie) ont été tracées par trois individus de petite taille ; elles témoignent de la station droite (la piste de droite a été empruntée par deux individus) (Maurice Taieb).

gistes acceptent *H. erectus* comme ancêtre de l'Homme moderne, *Homo sapiens*, qui peuple le monde entier depuis 40 000 ans. Les Hommes fossiles du Pléistocène moyen et supérieur, entre 600 000 et 40 000 ans, ont occupé les régions tropicales aussi bien que les régions tempérées d'Europe, d'Afrique, d'Asie. Ils ont subi les fluctuations climatiques qui, avec une plus ou moins grande intensité, ont largement affecté les continents. Sept périodes glaciaires principales, d'une durée de 100 000 ans à 70 000 ans chacune, ont eu lieu au cours des derniers 600 000 ans. Les Néandertaliens (groupe restreint au Pléistocène supérieur entre 125 000 et 40 000 ans) d'Asie et d'Europe ont des formes différentes qui pourraient résulter d'adaptations morphologiques particulières au froid.

La dernière phase de l'évolution humaine, peut-être imposée par les grandes variations saisonnières des climats tempérés eurasiens, indique un nouveau niveau d'adaptation culturelle et sociale qui fait de l'Homme la créature cosmopolite qu'elle est actuellement. Parler de paléocologie humaine durant cette phase terminale, c'est envisager toutes les relations avec le milieu naturel, par exemple

PALÉOCÈNE

la nature géologique des roches, source de matière première pour le façonnement des outils, la recherche de grottes pour abri c'est aussi la relation entre les hommes et les animaux, ceux qui sont chassés ou domestiqués. L'utilisation du milieu naturel pour la construction d'habitation, l'établissement des premiers villages, la nourriture, la cueillette des fruits et graines, l'apparition de l'agriculture, la destruction des forêts corrélatives de l'âge du fer et du bronze, etc., sont aussi des aspects de la paléocologie humaine récente. Plus on se rapproche de notre époque, plus la multitude des documents augmente, et la variété des problèmes paléocologiques s'accroît.

Il semble bien que trois étapes principales de l'évolution humaine coïncident avec des paliers adaptatifs effectués dans des milieux écologiques différents. La « phase forestière » avec la radiation adaptative à des milieux plus ouverts du Ramapithecus, la « phase savane » où s'est déroulé le développement des Australopithecus et de l'Homme habile (*Homo habilis*) ont eu lieu dans les régions subtropicales, la seconde en Afrique, exclusivement. La troisième phase est celle de l'occupation, par *Homo sapiens*, de tous les milieux sans restriction aucune, y compris les régions arctiques et le continent américain après la fonte de la calotte glaciaire, il y a 16 000 ans. Au cours de cette troisième étape apparaissent aussi des actions en retour de l'Homme sur le milieu, comme la disparition des grands Mammifères chassés du continent nord-américain au fur et à mesure de l'avancée des Indiens vers le sud. L'histoire entre l'Homme et son milieu ne fait que commencer.

RAYMONDE BONNEFILLE

Bibliographie

J. L. ARONSON & M. TAIEB, « Geology and paleogeography of the hadar hominid site, Ethiopia », in G. Rapp et C. F. Vondra, *Hominid Sites : Their Geologic Settings*, pp. 165-195, Amer. Assoc. for the Advancement of Science, West View Press, Colorado, 1981 / R. BONNEFILLE, « À la recherche de nos origines au pays des Afars », in *La Recherche*, vol. LVII, pp. 583-587, 1975 ; « Cenozoic Vegetation and early environment in East Africa », in *Proc. Conf. « Paleoenvironment of East Asia from the Mid-Tertiary »*, Hong Kong, janv. 1983, Univ. Hong Kong : Centre for Asian Studies, 1984 / R. BONNEFILLE & A. VINCENS, « Apport de la palynologie à l'environnement des Hominidés d'Afrique orientale », in *L'Environnement des Hominidés au Plio-Pleistocène*, Colloque Singer Polignac, Paris, 1984 / F. BORDES & C. THIBAUT, « Thought on the initial adaptation of hominids to european glacial climates », in *Quaternary Research*, vol. VIII, pp. 115-127, New York, 1977 / C. K. BRAIN, « The evolution of man in Africa was it a consequence of caenozoic cooling? », in *Geol. Soc. S. Afr. Ann.*, vol. CXXXIV, pp. 1-19, 1981 / Y. COPPENS, *Le Singe, l'Afrique et l'homme ou l'Histoire de nos origines*, Fayard, Paris, 1983 / Y. COPPENS, F. C. HOWELL, G. L. ISAAC et al. dir., *Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin. Stratigraphy, Palaeoecology and Evolution*, Prehistoric Archaeology and Ecology Series, Univ. of Chicago Press, Chicago-Londres, 1976 / Y. COPPENS, M. TAIEB, M. BEDEN et al., « Le Premier Homme », n° spéc. 60 des dossiers *Histoire et Archéologie*, Baumes-Dames, 1982 / C. R. du 1^{er} Congrès international de paléontologie humaine, Nice, oct. 1982 / J. E. CRONIN, N. T. BOAZ, C. B. STRINGER et al., « Tempo and mode in hominid evolution », in *Nature*, vol. CCXCII, pp. 113-122, Macmillan Journ. Ltd, Londres-New York, 1981 / E. DEL-

SON, « Paleoanthropology : Pliocene and Pleistocene human evolution », in *Paleobiology*, vol. VII, n° 3, pp. 298-305, Chicago, 1981 / M. GOODMAN, G. BRAUNITZER, A. STRANGL & B. SHARNK, « Evidence of human origins from haemoglobins of African apes », in *Nature*, vol. CCCIII, pp. 546-548, New York, 1983 / D. R. HARRIS dir., *Human Ecology in Savanna Environments*, Acad. Press, Londres, 1980 / F. C. HOWELL, « Hominidae in evolution », in V. J. Maglio et H. B. J. Cooke dir., *Evolution of African Mammals*, Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass.)-Londres, 1978 / G. L. ISAAC, « Aspect of human evolution », in *Evolution from Molecules to Men. Darwin Centenary Conference*, pp. 509-543, Cambridge, 1982, Cambridge Univ. Press, 1983 / D. JOHANSON & M. EDEY, *Lucy : une jeune femme de 3 500 000 ans*, Laffont, Paris, 1983 / C. JOLLY dir., *Early Hominid of Africa*, Duckworth, Londres, 1978 / R. JURMAIN, H. NELSON, H. KURASHINA et al., *Understanding Physical Anthropology and Archaeology*, West Publ. Co., Saint-Paul - New York - Los Angeles - San Francisco, 1981 / L. F. LAPORTE & A. ZIHLMAN, « Plates, climate and hominoid evolution », in *S. Afr. J. Sci.*, vol. LXXIX, pp. 96-109, Marshall-Town, 1983 / H. LAVILLE & J. RENAULT-MISKOVSKY dir., *Approche écologique de l'homme fossile. Travaux du groupe ouest de l'Europe de la Commission internationale de l'I.N.Q.U.A. : Palaeoecology of Early Man (1973-1977)*, Ass. fr. Ét. Quatern., Paris, 1977 / M. D. LEAKEY, *Olduvai Gorge, My Search for Early Man*, Collins, Londres, 1979 / P. LECOMTE DU NOÛY, *L'Homme et sa destinée*, Fayard, Paris, 1967 / H. DE LUMLEY, *La Préhistoire française*, t. I, vol. I et II, C.N.R.S., Paris, 1976 / J. MATOUK, *Géologie des sociétés*, univ. Montpellier-I, 1982 / *Origine et évolution de l'homme*, catal. expos., C.R.D.P.-C.N.D.P., Nice, 1983 / J. PIVETEAU, *Origine et destinée de l'homme*, Masson, Paris, 1982 / E. PUECH-ROBERT, « La Découverte de l'homme de Pékin », in *Préhistoire et Archéologie*, n° 29, pp. 6-9, 1981 / P. F. PUECH, *Les Premiers Hommes : étude de l'usure des dents*, thèse de sciences naturelles, univ. de Provence, Marseille, 1982 / M. TAIEB & G. POUPÉAU, « L'Âge du premier homme », in *La Recherche*, n° 116, pp. 1314-1315, Société d'éditions scientifiques, Paris, 1980 / T. D. WHITE, D. C. JOHANSON & W. H. KIMBEL, « Australopithecus africanus : its phyletic position reconsidered », in *South African Journal of Sciences*, vol. LXXVII, pp. 445-470, Joint Council of Scientific Society, Marshall-Town, 1981 / A. G. WINTLE, « Hominid Evolution : dating Tautavel man (News and views) », in *Nature*, vol. CCCIV, pp. 118-119, New York, 1983.

Corrélatés

ANTHROPOLOGIE, ÉCOLOGIE, HOMINIDÉS, HOMME (hominisation), PALÉOCLIMATOLOGIE, PALÉOGÉOGRAPHIE, PALÉOLITHIQUE, PALÉONTOLOGIE, PHYLOGÈNESE, PRIMATES, QUATÉNAIRE (ÈRE), TERTIAIRE (ÈRE).

PALÉOCÈNE

Le Paléocène (des mots grecs *palaio*, ancien, et *kainos*, récent), première des trois époques du Paléogène ou Nummulitique, a été défini dans le bassin de

Paris par W. G. Schimper (1874) pour représenter la première période de l'ère tertiaire. Malheureusement, une ambiguïté introduite par cet auteur dans sa définition fut, comme si souvent en stratigraphie, la source d'inépuisables controverses. On tentera seulement ici d'indiquer, notamment pour l'Europe occidentale où les étages paléocènes ont été définis, les limites les plus généralement admises pour cette époque, que certains auteurs voudraient voir rattachée à l'Éocène malgré l'individualité que lui confèrent une faune originale et une durée d'une dizaine de millions d'années (de - 65 à - 56 M. A.).

Limites et subdivisions

Dans son *Traité de paléontologie végétale*, Schimper donne à l'époque paléocène le contenu lithologique suivant : sables de Bracheux ; travertins anciens de Sézanne ; lignites et grès du Soissonnais (Suessonien). À l'époque éocène il attribue : Monte-Bolca ; calcaire grossier de Paris et lits marneux du Trocadéro ; gypses et arkoses du Puy ; argiles de Londres et dépôts contemporains de l'Île de Sheppy ; grès de la Sarthe et des environs d'Angers ; lignites de Skopau ; argiles vertes de Montmartre ; gypses d'Aix-en-Provence.

De la première définition, il résulte que, pour Schimper, le Suessonien est inclus dans le Paléocène. Or cet étage, défini par A. d'Orbigny (1852), comprend non seulement les sables de Bracheux et des argiles à lignites, mais aussi les sables de Cuise sus-jacents. Cela ne fait pas de doute pour Schimper qui place nommément dans le Paléocène « les argiles et grès du Soissonnais » ; pourtant, les premières sont sparnaciennes et les seconds cuisiens. On peut en déduire que, pour Schimper, le Sparnacien et le Cuisien appartiennent au Paléocène, et non pas seulement le premier de ces étages comme on l'affirme si souvent. La seconde définition (époque éocène) laisse entendre que l'argile de Londres, dont la base est sparnacienne (donc suessonienne), est cette fois éocène. Ainsi existe-t-il une contradiction dans les attributions de Schimper : tantôt il place le Sparnacien et le Cuisien dans le Paléocène, tantôt il considère que le Sparnacien est inclus dans l'Éocène. D'ailleurs Schimper faisait lui-même des réserves sur ses propositions en écrivant que « la flore paléocène n'est encore représentée que par les débris rencontrés dans deux localités assez restreintes, dont l'une est aux Grottes, près de Sézanne (Champagne), et l'autre aux environs de Soissons (sables de Bracheux, lignites et grès du Soissonnais) ».

La limite inférieure du Paléocène revêt une importance considérable puisqu'elle est, en même temps, la limite entre l'ère secondaire et l'ère tertiaire et que sa situation pose immédiatement le problème du Danien. Cet étage, créé en 1846 pour représenter des calcaires zoogènes (en particulier à Bryozoaires) qui surmontent la craie maestrichtienne à Faxe, au sud de Copenhague, était considéré comme l'étage terminal de l'ère secondaire (cf. CRÉTACÉ). Toutefois, si certaines formes mésozoïques persistent, notamment des Échinodermes, on n'y rencontre plus ni Ammonites, ni Bélemnites, ni Inocérames, ni *Globotruncana*. D'autre part, les formations daniennes ne sont suivies d'aucune régression et sont recouvertes en continuité par des marnes tertiaires (étage sélandien). Enfin, on a découvert récemment dans le Danien du Danemark des formes